第 42 卷　第 3 期
2004 年 7 月

古 脊 椎 动 物 学 报
VERTEBRATA PALASIATICA

pp. 230～245
figs. 1～5

安徽淮南新生代晚期老洞动物群的兔形类[1)]

金　昌　柱

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所　北京　100044)

摘要：记述了新生代晚期兔形类的两新种：淮南上新五褶兔 *Pliopentalagus huainanensis* sp. nov. 和李氏翼兔 *Alilepus lii* sp. nov.，材料产自安徽淮南大居山洞穴堆积的不同层位。淮南上新五褶兔以个体小，p3 的前褶沟结构简单，后内褶沟釉岛状，p4～m2 具前外褶沟等特征而区别于属型种 *P. moldaviensis* 和其他已知种。它是该属迄今所知出现最早、最原始的种类。通过对新种和欧亚大陆其他已知种的比较研究，讨论了该属的系统演化关系，对属征作了修订。李氏翼兔以 p3 的后内、外褶沟的釉质层强烈褶曲，具衍生的前外褶沟，p4～m1 的后外褶沟釉质层小褶曲发育而明显不同于欧亚大陆其他种，却与北美 *A. hibbardi*、*A. vagus* 等种类更接近，推测当时亚洲和北美之间很可能有动物的交流。李氏翼兔除了缺少前褶沟外，其他形态特征与上新五褶兔颇为相似，而且产出层位比淮南上新五褶兔低。依性状分析，上新五褶兔有可能直接起源于翼兔。

关键词：安徽淮南，晚中新世晚期，兔形类

中图法分类号：Q915.873　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1000-3118(2004)03-0230-16

1　引言

1989 年，安徽淮南矿物局水泥厂赵永江工程师在淮南市马家洼采石场发现了若干晚新生代的哺乳动物化石。翌年，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所、安徽省文物考古研究所及安徽省淮南市博物馆等单位有关人员在该区进行古生物调查时，又在称之为老洞的地方发现了一处富含脊椎动物化石的洞穴堆积。

老洞位于淮南市西北 15 km 的八公山区大居山(117°01′49″E，32°35′47″N)。该洞穴发育于奥陶纪厚层状灰岩中，其海拔高度约为 160 m，系垂直型溶洞，洞穴口径长宽为 7.2 m/6.1 m。由于多年采石洞穴的南壁已被破坏。目前洞穴堆积可见厚度约 15 m，未见底，已出露的堆积物自上而下可分为 8 层，依岩性大致可分为上、下两个堆积单元：上部(1～5 层)以灰白色含小角砾的亚粘土、土黄色泥质砂岩、灰黄色与绿黄色混杂的砂质泥岩组成，富含钙质和硅质，胶结坚硬；下部(6～8 层)以黄褐色含少量角砾的砂质泥岩、浅红褐色含少量角砾的泥质砂岩和棕红色含小砂砾的泥质砂岩组成(见 Jin et al., 1999)。

过去，在上述层位中发现了包括食虫类、翼手类、啮齿类、兔形类、食肉类、奇蹄类、偶蹄类、鸟类及龟鳖类等 20 多种脊椎动物化石，其生存时代初步定为早上新世早期(Jin et al., 1999)。近年，老洞下方 30 m 处发现了另一处称为新洞的洞穴堆积，已采集到原模鼠

1) 国家“九五”攀登专项(编号：95-专-01)和国家自然科学基金项目(编号：40372016)资助。

收稿日期：2003-07-10

(*Promimomys*) 、科氏仓鼠(*Kowalskia*) 、华夏鼠(*Huaxiamys*) 等 40 多种动物化石 ,其地质时代应为早上新世早期,因为在欧洲 *Promimomys* 的出现不晚于陆相哺乳动物分带的 MN14 (Fejfar et al. , 1997 ; Repenning , 2003) 。另外 ,老洞动物群中科氏仓鼠的 m1 和 m2 常有外中脊 ,似乎表明了其比新洞的科氏仓鼠具有更为原始的特征。根据洞穴发育时序和科氏仓鼠的牙齿形态判断 ,老洞动物群的时代应早于新洞原模鼠动物群 ,很可能是晚中新世晚期。

本文研究其中的兔形类化石 ,上新五褶兔的头骨和下颌骨是 1990 年在洞穴堆积剖面的上部(第 4～5 层) 、翼兔的材料是 2000 年在剖面的下部(第 7 层) 发现的。上新五褶兔过去在我国只有零星报道 ,材料寥寥无几 ,总共仅有 6 颗单个牙齿(蔡保全 ,1989 ;刘丽萍、郑绍华 ,1997) 。安徽淮南上新五褶兔的材料丰富 ,形态与已知种有所不同 ,而且在老洞中同时发现了上新五褶兔和翼兔 ,这有助于了解它们之间的系统关系 ,特此记述。

文中测量数据是在带电子显视器(Nikon : CM-65) 的测量镜(Nikon : MM-11) 下放大 30 倍测得。插图是在 Wild : TVP 308700 HEERBRUGG 的实体显微镜下以反光绘图仪绘制而成。

本文采用的牙齿结构术语和测量方法基本依照 White and Morgan (1995) ,略有补充。P2 , EAR = external anterior reentrant (外前褶沟) ; MAR = main anterior reentrant (中前褶沟) ; IAR = internal anterior reentrant (内前褶沟) ; p3 , AR = anterior reentrant (前褶沟) ; AIR = anterointernal reentrant (前内褶沟) ; PIR = posterointernal reentrant (后内褶沟) ; AER = anteroexternal reentrant (前外褶沟) ; PER = posteroexternal reentrant (后外褶沟) ; TH = thick enamel in PER and PIR (后外褶沟和后内褶沟的厚釉质层) ; TN = thin enamel in PER and PIR (后外褶沟和后内褶沟的薄釉质层) 。

2　化石描述

兔形目 Lagomorpha Brandt , 1885

兔科 Leporidae Gray , 1821

兔亚科 Leporinae Trouessart , 1880

翼兔属 *Alilepus* Dice , 1931

李氏翼兔(新种) *Alilepus lii* sp. nov.

(图 1)

正型标本　一残破左下颌骨 ,带 p3～m1 及 m2～m3 齿槽 ,水平支保存较完整 (V 10819) 。

层位　老洞下部堆积层 ,第 7 层。

地质时代　晚中新世晚期。

种名由来　对李传夔教授为我国兔形类化石研究做出的贡献表示敬意。

种的特征　个体小。p3 具前内褶沟和前外褶沟 ,前内褶沟很浅 ,后内、外褶沟后壁的釉质层褶曲相当发育 ,中间齿桥相当宽。p4～m1 的后外褶沟后壁釉质层的小褶曲很发育。牙齿釉质层分布不均。

标本测量 见表1。

表1 李氏翼兔下颌骨和牙齿测量

Table 1 Measurements of cheek teeth and mandible of Alilepus lii **sp. nov.** (mm)

	p3	p4	m1	LD	LA
L	2.98	2.70	2.70	13.44	13.60
tri. W	2.30	3.20	2.90		
tal. W	2.80	2.50	2.30		

注:L. length长;W. width宽;tri. trigonid齿座;tal. talonid跟座;LD. length of diastema齿隙位长;LA. length of p3～m3 alveoli下颊齿齿槽长。

描述 下颌骨冠状突、髁突及角突均破损;下门齿前端和p3～m1冠面亦破损,但尚能看出釉质层构造,牙齿横切面清楚地显示了其冠面结构(图1)。

下颌骨:齿隙位短而较平直,近与齿槽等长;颏孔小,位于p3前方齿隙位,其下后方发育大小不等的滋养孔,其中两个比颏孔还大;咬肌脊不明显,咬肌窝平滑,向后宽敞伸展。下门齿根端在p3齿座下方舌侧形成一大的结节;结节后方有一显著的凹陷,向后伸至翼肌窝,致使水平支和翼肌窝的界线不很清楚。这一凹陷在上新五褶兔(*Pliopentalagus*)和日本奄美黑兔(*Pentalagus*)相当发育,但在次兔(*Hypolagus*)却不大明显。下颌骨齿隙位指数[齿隙位长/(齿隙位长+齿槽长)×100]为48.7(*Lepus*一般为59左右)。

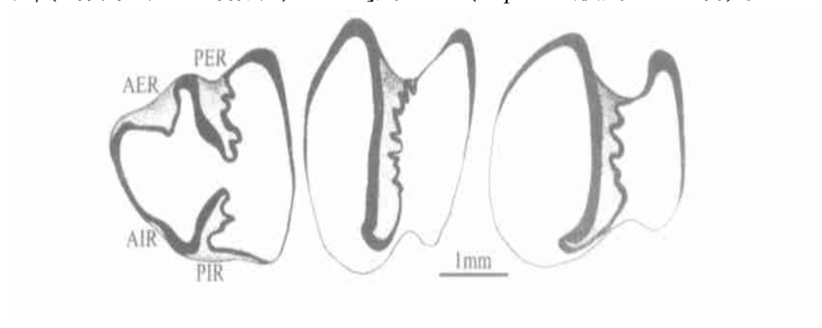


图1 李氏翼兔(新种),右p3～m1,正型标本(V 10819),冠面视

Fig. 1 *Alilepus lii* sp. nov., right p3～m1, holotype (V 10819), in occlusal view

下门齿横断面呈梯形,背面的两棱角清楚,下门齿宽度为2.80 mm。

p3冠面近三角形,其前缘比上新五褶兔、奄美黑兔和三裂齿兔(*Trischizolagus*)明显窄,相似于次兔(*Hypolagus*)。冠面由前、后内褶沟和前、后外褶沟等4个主要褶沟组成,所有的褶沟均向下延至牙齿的基部。舌侧前内褶沟弱,呈浅缓的釉质层弯曲,被很薄的白垩质填充,其发育程度与北美中新世Clarendonian期的希巴德翼兔(*Alilepus hibbardi* White, 1991)很相近;后内褶沟较深,但其深度显然小于后外褶沟,后内褶沟口收缩变窄,致使褶沟口有封闭的趋势,其前壁的釉质层较厚,后壁的釉质层薄,釉质层小褶曲发育。唇侧褶沟均有白垩质充填:前外褶沟(AER)浅而宽,釉质层褶皱不明显,并为白垩质充填;后外褶沟(PER)很深且较宽,向舌侧伸至齿中轴,其前壁的釉质层明显增厚,后壁的釉质层却薄,小褶曲相当发育。后内褶沟(PIR)与后外褶沟的长轴近垂直于牙齿的纵轴,把齿冠面分为齿座和跟座,形成沙漏型构造(Hour-glass shaped pattern)。齿座比跟座长而窄,跟座略呈宽的梯形,后壁平缓。齿座和跟座之间的中间齿桥相当宽,明显比*A. longisinuosus*的发育。

釉质层分布不均,唇侧釉质层加厚。

下颊齿 p4 和 m1 的形状相似。后外褶沟几乎伸达齿冠舌侧,致使连接齿座和跟座的舌侧齿桥显得比较弱;后外褶沟的前壁比较直,其釉质层明显增厚,后壁的釉质层薄,锯齿状小褶曲发育,其发育程度异于 *Alilepus annectens*、*A. longisinuosus*、*Hypolagus* 和 *Trischizolagus*,而相似于 *Pliopentalagus* 和 *Pentalagus*。下颊齿 p4 和 m1 的细小区别在于,后者比前者后外褶沟后壁的釉质层小褶曲弱,跟座宽度变窄,齿柱长度缩短,弯曲度增大。

比较讨论 上述标本以其 p3 具前、后内褶沟的特征而归入兔亚科;又以 p3 无前褶沟,具有前、后外褶沟的基本特征而与翼兔属(*Alilepus*)的特征最为接近。

翼兔分布较广,我国、北亚、东欧及北美均有发现,其地史分布大致是晚中新世至早更新世。迄今,该属包括属型种 *A. annectens* (内蒙古二登图,中新世晚期)、*A. hibbardi* (北美,晚中新世,Clarendonian 期)、*A. lascarevi* (前苏联,上新世晚期)、*A. longisinuosus* (云南禄丰,中新世晚期)、*A. ucrainicus* (前苏联,中新世晚期)、*A. vagus* (北美,早上新世,Hemphillian 晚期)和 *A. wilson* (北美,早更新世,Blancan 晚期)等 8 种。

淮南标本下颊齿各褶沟的釉质层不平、褶曲强烈等特点与 *A. annectens*、*A.* cf. *A. cennectens*、*A. lascarevi* 及 *A. ucrainicus* 等种类容易相区别。淮南标本与云南的长褶翼兔(*A. longisinuosus*)相比,后者 p3 的后内褶沟比后外褶沟相对深长,后内、外褶沟的后壁釉质层无褶曲,中间齿桥很弱等而不同于前者。

李氏翼兔与华北地区晚上新世—早更新世地层中发现的"*Brevilagus brachypus*"(见 Zhang, 2001)相比,后者 p3 缺失前内褶沟,后内褶沟浅,后内褶沟和后外褶沟的后壁釉质层褶曲不太强烈等易于与淮南标本相区分。

从目前的资料来看,翼兔的地史分布北美似比东亚地区稍早,北美最早发现的是晚中新世早期,如加利福尼亚和内华达州 Clarendonian 期发现的希氏翼兔(*A. hibbardi* White, 1991)。北美希氏翼兔的下颌骨齿隙位比较短,p3 具有白垩质充填的前、后内褶沟和前、后外褶沟,其后内褶沟和后外褶沟后壁釉质层的褶曲明显等与李氏翼兔的形态颇为相似,但前者 p3 的后内褶沟和后外褶沟浅,中间齿桥异常宽,后内褶沟和后外褶沟后壁釉质层的褶曲相对弱等,可能属于在演化水平上比后者较为原始的特征。李氏翼兔与北美早上新世 *A. vagus* 在演化水平上较为相近,两者的区别在于,北美种 p3 具有釉岛状后内褶沟(而李氏翼兔的后内褶沟向舌侧开放),中间齿桥更宽,后内褶沟和后外褶沟的后壁釉质层较平缓(而李氏翼兔釉质层强烈褶曲)。

李氏翼兔与该属其他种在下颊齿的形态和构造上有较大的区别,它代表翼兔属中的一新的种类,虽然材料少,但新种的基本形态特征明显。在牙齿的构造和形态特征方面,新种与在欧亚大陆翼兔的差异较大,而与北美出现较早的 *A. hibbardi* 颇为相似,但进一步对李氏翼兔与北美种系统演化关系的探讨,仍有待更多材料的发现。

上新五褶兔属 Pliopentalagus **Gureev et Konkova, 1964**

属型种 *Pliopentalagus moldaviensis* Gureev et Konkova, 1964。

修订属征 体型小到中等;下颌骨齿隙位短;下门齿的终止位置较靠前;颊齿褶沟的釉质层褶曲复杂;p3 的齿座由前外褶沟、前褶沟和前内褶沟组成,早期种类具釉岛状后内褶沟,后外褶沟和后内褶沟后壁的薄釉质层褶曲显著,连接齿座和跟座的中间齿桥发育;

p4～m2 后外褶沟薄釉质层锯齿状褶曲发育;P3～M2 次褶沟的釉质层强烈褶曲。

地质时代 晚中新世至早更新世。

淮南上新五褶兔 (新种) Pliopentalagus huainanensis **sp. nov.**

(图 2～5)

正型标本 一左下颌骨,带 p3～m3,水平支保存完好,上升支破损(V 10817.1)。

副型标本 残破的上颌骨 4 件,分别具 P2～M2、P2～M2、P4～M3 和 P2～M2 (V 10818.1～4);残破下颌骨 3 件,分别保存 p3～m3、p3～m2 和 p4～m2(V 10817.2～4);一上门齿,两下门齿及一 M2(V 10818.5～8)。

层位 老洞上部堆积第 4、5 层。

地质时代 晚中新世晚期。

种名由来 源自淮南地名的汉语拼音。

种的特征 个体小。下门齿终止于 p3 齿座之下。p3 的后内褶沟封闭成釉岛状,其前、后壁褶曲发育,后内褶沟和后外褶沟的长轴交角略大于 90°。p4～m2 具有发育良好的前外褶沟。P2 中前褶沟深,且小褶曲发育。P3～M2 次褶沟的前、后釉质层小褶曲大致对称。

标本测量 表 2 为正型标本(V 10817.1)测量;表 3 为其他上、下牙齿标本测量。

表 2 淮南上新五褶兔(新种)牙齿和下颌骨测量

Table 2 Measurements of cheek teeth and mandible of P. huainanensis (mm)

	p3	p4	m1	m2	m3	p3～m3	LD	DM
L	2.87	2.58	2.54	2.71	1.75	13.80	13.15	11.48
tri. W	2.13	2.96	2.82	2.94	1.08			
tal. W	2.86	2.45	2.23	2.14	1.65			

注:DM, depth of mandible at the level of m1,m1 后缘唇侧下颌高,其他缩写同表 1。

表 3 淮南上新五褶兔(新种)上、下牙齿测量

Table 3 Measurements of lower and upper teeth of P. huainanensis (mm)

	标本数 N	长 / 宽 L / W	最小值 Min	最大值 Max	平均值 Aver
p3	3	L	2.87	3.45	3.14
		tri. W	2.13	2.36	2.28
		tal. W	2.76	2.86	2.81
p4	3	L	2.58	2.89	2.78
		tri. W	2.96	3.02	2.99
		tal. W	2.45	2.54	2.51
m1	3	L	2.54	2.93	2.83
		tri. W	2.82	3.56	3.21
		tal. W	2.23	2.48	2.37
m2	3	L	2.71	3.06	3.01
		tri. W	2.94	3.13	3.06
		tal. W	2.14	2.61	2.39

续表

	标本数 N	长 / 宽 L / W	最小值 Min	最大值 Max	平均值 Aver
m3	2	L	1.75	1.81	1.78
		tri. W	1.62	1.65	1.63
		tal. W	1.08	1.10	1.09
P2	3	L	1.79	1.85	1.82
		W	3.49	3.53	3.51
P3	4	L	2.06	2.38	2.21
		anter. W	3.65	3.92	3.79
		post. W	3.71	4.62	4.34
P4	5	L	2.11	2.34	2.26
		anter. W	3.76	4.25	4.05
		post. W	4.15	4.71	4.41
M1	5	L	2.05	2.29	2.18
		anter. W	3.73	4.33	4.01
		post. W	3.91	4.41	4.21
M2	5	L	1.82	2.18	2.06
		anter. W	3.51	3.87	3.66
		post. W	3.46	3.97	3.73
M3	1	L			0.91
		W			1.48

注: anter. anteroloph 齿前叶;post. posteroloph 齿后叶,其他缩写同表 1。

描述　个体小于上新五褶兔属型种(*Pliopentalagus moldviensis*)。下颌骨齿隙位短,前端略向上翘,其长度(13.15 mm)相当于下齿列之长;下颌孔大(标本 V 10817.2),位于 m3 后方。颏孔小,位于 p3 前方齿隙位唇侧,其下方有大小不等的滋养孔,其中有两个滋养孔比颏孔还要大;咬肌脊不明显,咬肌窝平滑,向后宽敞地伸展。上升支始于 m1,其前缘陡峭(V 10817.2),与水平支的交角小于现生兔。下颌联合部大,略呈三角形。下门齿近端在 p3 下方形成一大的结节;结节后方有一显著的凹陷,向后伸至翼窝,致使水平支和翼窝的界线很不清楚。这一凹陷在翼兔(*Alilepus*)和日本现生的奄美黑兔(*Pentalagus*)均有发育,而在次兔

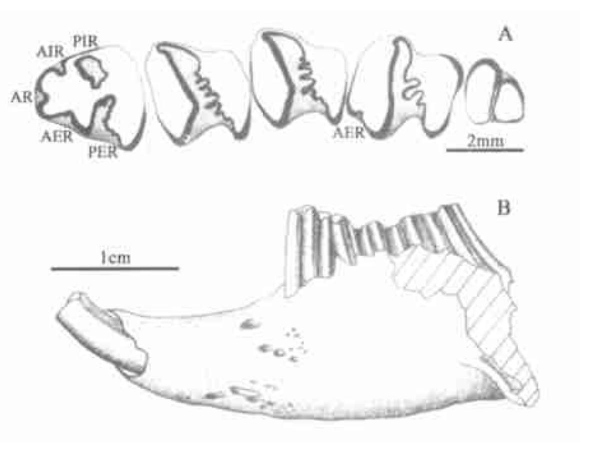


图 2　淮南上新五褶兔(新种)正型标本(V 10817.1)

Fig. 2　*Pliopentalagus huainanensis* sp. nov., holotype (V 10817.1)

A. 左 left p3～m3 冠面视 in occlusal view;

B. 左下颌骨唇面视 left mandible in buccal view

(*Hypolagus*) 和 *Lepus* 中却不大明显。下颌骨齿隙位指数[齿隙位长/(齿隙位长 + 齿槽长) ×100]为 48(*Lepus* 约为 59) 。

下门齿构造简单,形态与次兔的相似,但背面的棱角(尤其是唇侧的)较为浑圆,根端终止位置靠前。

p3 齿柱稍向内弯。齿座前部不太收缩,齿前缘比翼兔和次兔宽,但比奄美黑兔窄,冠面略呈圆三角形,被后内褶沟(PIR)与后外褶沟(PER)分为齿座和跟座,齿座比跟座长而窄,其最高处在齿座后缘。冠面由5个主要褶沟组成,所有的褶沟均下延至牙齿的基部,并为白垩质充填。中前褶沟(MAR)较宽而浅,其中央出现小且清楚的一个小褶曲,向下伸达齿基部,个别标本(V 10817.2)中前褶沟舌侧另有一发育良好的褶沟。齿冠舌侧具有两内褶沟;前内褶沟窄;后内褶沟釉质层封闭成较宽大的釉质岛(岛状后内褶沟),其前壁的釉质层增厚,后壁的釉质层变薄,前、后壁釉质层褶曲相当发育。岛状后内褶沟很稳定,并与牙齿的磨蚀程度无关。在牙齿基部横切面上也能看到后内褶沟成封闭的釉质圈。前外褶沟深而宽,釉质层褶皱明显,常有两个小褶曲;后外褶沟窄且深,略向后伸展,深度近嚼面宽度之半,前壁平直,釉质层颇厚,后壁釉质层却相当薄,小褶曲发育。后外褶沟和岛状后内褶沟近于在牙齿中部相遇,两褶沟长轴交角略大于90°(翼兔、三裂齿兔等两后内褶沟的长轴大致平行对称)。齿座和跟座总以发育的两齿质桥相连。跟座后壁圆滑。釉质层分布不均,在牙齿前缘、后外褶沟前壁及牙齿后缘的唇侧釉质层加厚。

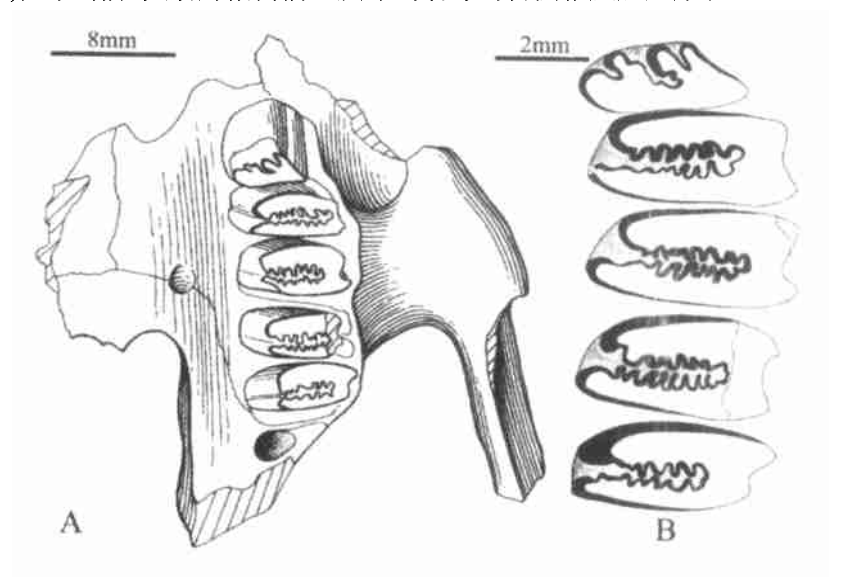


图3 淮南上新五褶兔(新种) (V 10818.1)冠面视

Fig. 3 *Pliopentalagus huainanensis* sp. nov. (V 10818.1), in occlusal view

A. 左上颌骨 left maxillary fragment; B. 左 left P2～M2

下颊齿 p4～m2 的形状相似。冠面均有一小而浅的前外褶沟和小褶曲十分发育的后外褶沟,这与 *Alilepus*、*Hypolagus*、*Trischizolagus* 及 *Lepus* 相应的下颊齿有较大的差异,却与北美的 *Aztlanolagus* 相似。前外褶沟位于齿座的唇侧前缘,向下延至牙齿基部,并有少量白垩质充填。后外褶沟几乎伸达牙齿舌侧,致使连接齿座和跟座的舌侧齿桥显得十分弱;

后外褶沟的前壁直,釉质层明显增厚,后壁的釉质层较薄,但锯齿状小褶曲十分发育(小褶曲在 p4 的后外褶沟中最发育,常见 8 个左右的小褶皱)。下颊齿 p4～m2 不同在于,后外褶沟后壁的釉质层褶曲依次减弱,跟座宽度递减,齿柱长度缩短,弯曲度增大。

m3 退化,其宽度略大于 m2 之半。齿柱向后强烈弯曲。舌侧连接齿座和跟座的齿质桥消失,齿座和跟座的釉质层完全封闭,以齿质连接。齿座呈半圆形,跟座缩小成小圆形。釉质层在唇侧和齿后缘加厚。

上颌骨　眶突基部宽而平,前缘与上颌骨平缓地相接。咬肌突相对比现生兔的窄长,咬肌窝窄而深,发育大小不等的滋养孔。颧骨基部前缘与 P2 前缘所成的直线近垂直于上齿列纵轴,与奄美黑兔相近。左腭桥较完好,其前缘位于 P2 的近前侧,可见门齿孔终止于 P2 前缘的正内侧,其位置与奄美黑兔的相近。腭桥的后缘位于 M1 的近中侧,与颧骨基部后缘成一垂直于上齿列的直线。上颌腭突比现生兔的发育,但其后方的腭骨相对短。腭前孔较大,位于 P4 的后内侧,其后另有一小孔。腭桥前后的最小长度约为 8.2 mm。

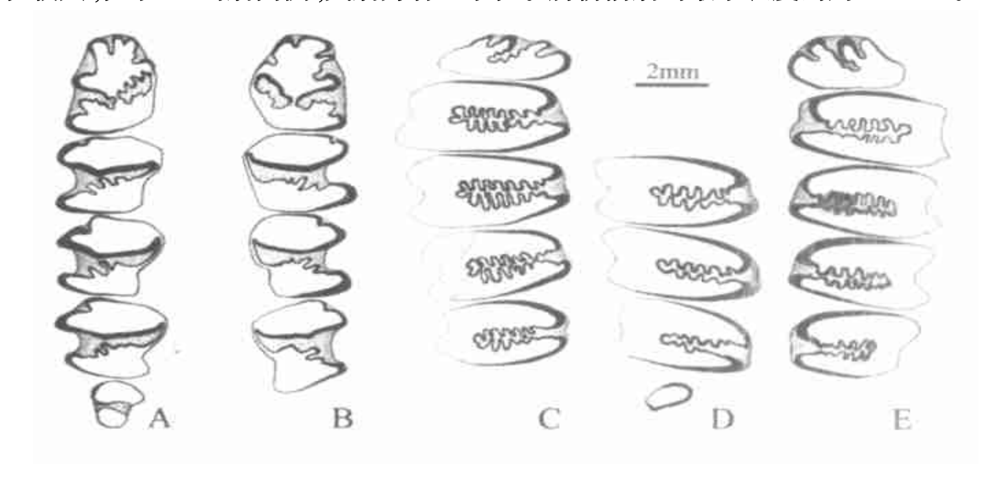


图 4　淮南上新五褶兔(新种)下、上颊齿冠面

Fig. 4　Occlusal pattern of lower and upper cheek teeth for *Pliopentalagus huainanensis* sp. nov.

A. 左 left p3～m3 (V 10817.2); B. 右 right p3～m2 (V 10817.3); C. 左 left P2～M2 (V 10818.2); D. 左 left P4～M3 (V 10818.3); E. 右 right P2～M2 (V 10818.4)

上门齿(I2)的前沟位于齿前中部近中侧,与 *Alilepus annectens* 相似,而 *Lepus* 和 *Pentalagus* 现生种的前沟明显偏内侧。

P2 单叶,齿柱稍向后弯曲,前缘白垩质相当发育。因齿前缘中部明显向前凸,唇侧缘稍向后收敛,齿冠面略呈三角形(*Lepus* 和 *Alilepus* 等的呈扁椭圆形)。P2 具 3 个大致平行且有白垩质充填的前褶沟;内前褶沟和外前褶沟浅,都斜向唇后侧,深度约为冠面长度的 1/3;中前褶沟(MAR)颇深,小褶曲发育,略斜向唇后侧,长度达冠面的 2/3。牙齿釉质层分布不均匀,齿前缘和舌侧釉质层增厚,唇侧后角处釉质层缺失。3 个前褶沟都伸达牙齿基部。

P3 前叶比后叶稍窄,但长度相近,前叶后壁和后叶前壁的釉质层分布均匀,且强烈弯曲,形成高锯齿状褶曲。次褶沟相当深,伸至冠面宽度的 4/5。釉质层在齿冠舌侧加厚,但唇侧釉质层缺失。

P4～M2 的基本形态相似,所不同的是从前往后个体逐渐变小,P4 之后的臼齿齿柱逐渐向前弯曲,前叶的长度递增,后叶的宽度递减(致使 M2 的前叶比后叶长而宽),内褶沟釉质层的锯齿状褶曲依次渐弱。

M3 甚退化,单叶,扁卵圆形,宽度略大于 M2 的 1/3。釉质层在前缘和舌侧发育,后缘和唇侧缺失。

比较讨论 上述标本以 p3 均具有 5 个主要褶沟,颊齿褶沟的釉质层强烈褶曲等特征而与上新五褶兔(*Pliopentalagus*)的特征一致。

上新五褶兔迄今在欧亚大陆共发现 5 种,即欧洲的 *P. moldaviensis*、*P. dietrichi* 和亚洲的 *Pliopentalagus* sp. (*Trischizolagus* cf. *T. maritsae*)、*P. nihewanensis*、*P. progressivus* (Gureev, 1964; Sen and Erbajeva, 1995; 蔡保全, 1989; 刘丽萍、郑绍华, 1997)。这些种类的材料较为零星,远没有淮南的材料丰富。

属型种 *P. moldaviensis* 发现于前苏联 Moldavia 的上新世,相当于欧洲的 MN15。淮南标本在牙齿形态及构造上与其有一定的相似性,但属型种个体大(p3 长为 3.2～3.85 mm), p3 冠面呈长卵形,前褶沟略呈 W 形;后内褶沟狭窄,向舌侧开口,其前壁平直;后外褶沟深度大于后内褶沟;牙齿后缘的唇侧釉质层很弱;下中间颊齿无外前褶沟。

P. dietrichi 是 Gureev 等根据 Fejfar (1961) 描述的斯洛伐克 Ivanovce 动物群(Ruscinian 晚期; MN15)中原定为 *Alilepus dietrichi* 修正的种。该种以个体大,齿冠面近长方形,前褶沟深且宽,略呈 W 形,后内褶沟和后外褶沟深度相近、大致对称,长轴与牙齿纵轴近垂直,后内褶沟向舌侧开放,前壁釉质层褶曲弱,下中间颊齿无前外褶沟而有别于淮南标本。

Sen 和 Erbajeva (1995) 重新观察 Bruijn 等(1970) 记述的阿富汗早上新世 Pul-e Charkhi 动物群中的 *Trischizolagus* cf. *T. maritsae* 材料后将它订正为 *Pliopentalagus* sp.。该种发现的材料很少,只有 4 枚颊齿(p3、P2、? P3 及 ? M1),其中 p3 只保留齿座的后部和跟座。该未定种以 p3 后内褶沟向舌侧开口,其前壁平滑,无褶皱,牙齿后缘的唇侧釉质层很弱, P2 前褶沟的釉质层褶曲不发育等与淮南标本相区别。

泥河湾上新五褶兔(*P. nihewanensis*)产自河北上新世稻地动物群,是我国境内最早发现的种类。泥河湾上新五褶兔以其个体大,p3 冠面近似长方形,前褶沟褶曲发育,后外褶沟长于后内褶沟,后内褶沟前壁平直,下颊齿无外前褶沟等与淮南标本有所不同。

进步上新五褶兔(*P. progressivus*)是迄今该属所知最晚的记录(晚上新世或早更新世)。该种与淮南标本明显的区别在于个体明显大,p3 前褶沟窄长,齿座的前外褶沟和前内褶沟的釉质层褶曲十分发育(各具两个发育良好的褶曲),后外褶沟向舌侧开放等。

通过上述比较,淮南材料在个体大小、p3 和其他颊齿形态特征上与该属已知种类有明显的区别,应代表上新五褶兔属一新种。

3 淮南上新五褶兔与兔亚科内相关属的亲缘关系及其起源

兔科动物(Leporidae)的地史分布最早可追溯到古近纪的始新世。早期的种类(如 *Gobiolagus*、*Palaeolagus* 等)的 p3 已具有后内褶沟和后外褶沟,而较进步种类的 p3 则在原有的基础上又衍生出前外褶沟、前内褶沟(如晚中新世早期的 *Alilepus*)及前褶沟(如早上新世的 *Trischizolagus*、*Pliopentalagus* 等)。化石和现生种类的研究表明,兔科动物 p3 的各褶

沟在进化中出现有序,因此,不少学者以此作为兔科次级分类的重要依据。Dice (1929) 根据近祖共性(p3 有无后内褶沟和后外褶沟共同形成的似砂漏型构造 Hour-glass shaped pattern) 将兔科分为古兔亚科(Palaeolagirnae)、原兔亚科(Archaeolaginae) 及兔亚科(Leporinae)。然而,White (1991) 鉴于近裔共性(衍生性状) 对系统分类的重要性,把 Dice 建立的 3 个亚科的特征修订为: 1) 将成年个体的 p3 无前内褶沟的归于古兔亚科; 2) p3 缺失前、后内褶沟的则归于原兔亚科; 3) p3 具有前内褶沟和后外褶沟则归于兔亚科。本文采用了 White 的分类,因为它更有效地反映了新生代晚期兔形类系统演化过程。

迄今,兔亚科(包括现生种类) 至少有 16 属以上,各属之间 p3 形态构造相差甚大,分异明显。不少种类的 p3 在前内褶沟和后内褶沟的基础上还衍生出前褶沟,如欧亚地区的 *Trischizolagus* 和 *Pliopentalagus*, 北美的 *Nekrolagus* 和 *Aztlanolagus*, 非洲的 *Pronolagus* 及现生的日本奄美黑兔等。这些属共同的特点是 p3 由 5 个主要褶沟组成,因此,可把它们归到一个性状特殊的五褶兔形态类群,它们之间可能有一定的亲缘关系。

三裂齿兔的属型种为 *T. dumitrescuae*, 产自罗马尼亚的 Malusteni 和 Bereti 地区 (Radulesco and Samson, 1967), 该属还有一个种 *T. maritsae*,地史分布为欧亚地区的晚中新世—上新世。三裂齿兔以其 p3 前褶沟浅,无褶皱;后内褶沟平直,向舌侧开放,使齿座呈四叶形,其长轴与齿纵轴垂直;后外褶沟深度与后内褶沟相近,后壁褶曲较弱或无褶曲;齿质桥宽;下颊齿各褶沟的釉质层较平直,无褶曲;上颊齿(P2～M2) 内褶沟后壁的褶曲弱等特点与上新五褶兔新种相区别。

Nekrolagus 属是 Hibbard (1939) 所创建,仅发现于北美。属型种系希氏描述的北美 Rexroad 动物群中的 *Pediollagus progressas*; 同年,他把属名更正为 *Nekrolagus*。该属仅一种 *N. progressas*。淮南上新五褶兔的个体大小和 p3 具有釉岛状后内褶沟的特点与其相似;但后者 p3 前褶沟相当弱,前内褶沟缺失,褶沟的釉质层褶皱弱等特点则与上新五褶兔新种差别很大。

北美的 *Aztlanolagus* 是 Russell 和 Harris (1986) 根据美国新墨西哥中南部晚更新世 (Dray Cave) 洞穴堆积中发现的材料建立的属,仅有一种 *A. agilis*。在北美其地史分布可追溯到早更新世。*A. agilis* 以其下门齿显著靠前;p3 后内褶沟的前壁较平直,无褶皱;p3 的前褶沟浅而无褶皱;上中间颊齿(P3～M2) 内褶沟的褶曲不十分强烈等特征有别于淮南上新五褶兔。Russell 等推测 *Aztlanolagus* 可能起源于 *N. progressas*, 然而 *Aztlanolagus* 的 p3 前内褶沟相当发育,下颊齿(p3～m2) 具有前外褶沟(*N. progressas* 缺失前外褶沟) 等特点非常相似于上新五褶兔新种。迄今兔亚科化石材料中除了 *Aztlanolagus* 和淮南上新五褶兔外尚未发现其他种类的下颊齿具有前外褶沟这一性状。从上述特点看 *Aztlanolagus* 亲缘关系似乎比 *Nekrolagus* 更接近于淮南上新五褶兔。

Pentalagus 的形态特征原始,有活化石之称,分布范围很局限,仅栖息在日本琉球群岛的奄美岛和德之岛。其化石曾发现于德之岛晚更新世地层中(Tomida and Otsuka, 1993)。该属仅有一种 *P. furnessi*。奄美黑兔的特征是个体较大,p3 前褶沟褶曲显著,大约呈山字形,成年个体的后内褶沟多为向舌侧开放,其前、后壁釉质层褶曲均异常强烈,呈高锯齿形;下中间颊齿(p4～m2) 无前外褶沟;M3 常缺失,偶尔存在也异常退化等。奄美黑兔尽管与上新五褶兔有不少相似的特点,但从上述一些特征看它显然比淮南上新五褶兔特化。然而,奄美黑兔的 p3 后内褶沟和后外褶沟的两中轴不平行,交角略大于 90°,釉岛状后内

褶沟出现频率较高,颊齿褶沟的釉质层褶曲相当发育等特征表明奄美黑兔与上新五褶兔新种有密切的亲缘关系。

Pronolagus 属至少有 3 种,均分布于非洲南部。其属型种粗尾红兔 *P. crassicaudatus* Geoffroy, 1832 的颊齿在形态上与淮南标本有些相似,但红兔以其 p3 短宽,后内褶沟窄长,前壁和后壁近平行且向舌侧开放,前外褶沟宽而浅,中间齿桥较弱;P2 通常只有两个前褶沟;颊齿各褶沟的釉质层褶曲较弱而异于淮南上新五褶兔,但非洲红兔上述形态特征与上新五褶兔中较进步的种类(如欧洲种 *Pliopentalagus dietrichi*)颇为相似。

迄今为止,在欧亚大陆晚渐新世到晚中新世(Turolian 期)地层中发现的兔科化石甚少,然而在北美同期地层中曾发现过 *Palaeolagus*、*Archaeolagus*、*Hypolagus* 等种类丰富多样的兔科化石。因此,White (1991) 认为兔亚科可能起源于北美。北美兔亚科中的 *Alilepus svagus*、*Aztlanolagus agilis*、*Nekrolagus progressas*、*Pratilepus kansasensis*、*Romerolagus diazi* 等 p3 均具有后内褶沟收缩封闭而成的釉岛,且性状比较稳定,而欧亚大陆的 *Alilepus longisinuosis*、*Trischizolagus dumitrescuae* 等 p3 的后内褶沟基本上向内开放,偶尔出现釉岛也性状极不稳定,是个体变异而已。淮南上新五褶兔的 p3 后内褶沟均收缩封闭成釉岛状。这表明淮南上新五褶兔与上述的北美种类亲缘关系较近,可能起源于同一个祖先类型。

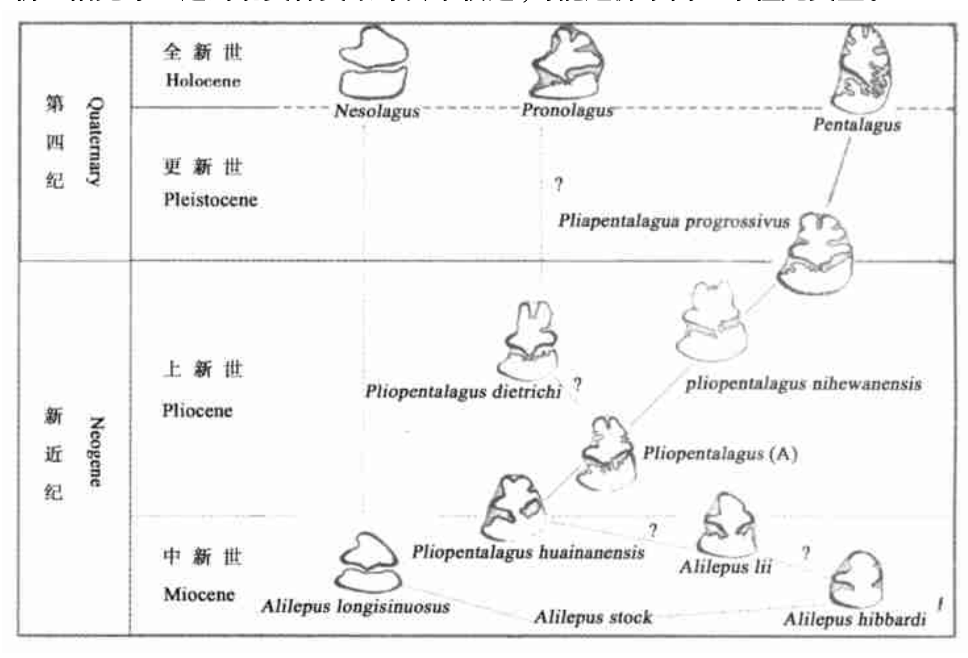


图 5 淮南上新五褶兔与相关兔类的亲缘关系设想示意图

Fig. 5 Suggested relationships of *Pliopentalagus huainanensis* sp. nov. to some other leporids

Alilepus 可能起源于北美(White, 1991),该属最早发现于北美 Clarendonian 期。在我国境内目前所知翼兔最早的地层记录是云南禄丰晚中新世(距今约 8 Ma)的长褶翼兔(邱铸鼎、韩德芬,1986)。长褶翼兔 p3 中间齿桥相当弱,趋于消失,下颊齿褶沟的釉质层缺少褶曲等特征表明,长褶翼兔不大可能是李氏翼兔的直接祖先类型。北美晚中新世的 *A. hibbardi* 下颊齿褶沟的釉质层小褶曲发育,p3 具有白垩质充填的前内褶沟、后内褶沟、

前外褶沟及后外褶沟,中间齿桥相当宽等特征表明,它与淮南的 *A. lii* 下颊齿齿冠特点甚为相近。李氏翼兔 p3 具有白垩质充填的前内褶沟、后内褶沟、前外褶沟及后外褶沟,后内褶沟呈收缩封闭的趋势。如果李氏翼兔的 p3 后内褶沟封闭成釉岛,再衍生出前褶沟,就可以形成上新五褶兔的 p3。从李氏翼兔的下颊齿褶沟的釉质层小褶曲相当发育来判断,上新五褶兔很有可能是从类似于李氏翼兔的翼兔进化而来的。至于李氏翼兔与上新五褶兔的关系有待于发现更多的材料和进一步研究。

总之,在我国晚中新世晚期到早更新世层位中发现的上新五褶兔的牙齿形态发生有序的变化,尤其是 p3 的变化更为明显。这一演化趋势是:个体逐渐增大(如新种 p3 长度为 2.8 mm;泥河湾上新五褶兔为 3.2 mm;进步上新五褶兔为 4.3 mm);p3 前褶沟逐渐加深,由单褶沟变为多褶沟;釉岛状后内褶沟逐渐向舌侧开放;颊齿褶沟的釉质层趋向于强烈褶曲。

4　结语

1) 淮南上新五褶兔由于具有个体小,下颌骨齿隙位短,p3 前内褶沟浅,具岛状后内褶沟,下颊齿(p3～m2)的前外褶沟发育等特点,表明了它具有比该属已知种更为原始的性状,代表了欧亚大陆迄今发现的最原始的上新五褶兔。根据已知材料分析,上新五褶兔属可能起源于东亚,上新世早期开始扩散,到达欧洲的时间大致是上新世中期。上新五褶兔的后裔为残存于日本琉球群岛的奄美岛与德之岛现生的奄美黑兔。

2) 淮南上新五褶兔的 p3～m2 均具发育的前外褶沟,这一特点在欧亚大陆所发现的兔科其他种类中均未出现。有趣的是北美第四系发现的 *Aztlanolagus* 颊齿形态很相似于淮南上新五褶兔。*Aztlanolagus* 下颊齿(p3～m2)也具有前外褶沟,其 p3 由 5 个主要褶沟组成,颊齿褶沟釉质层的褶曲很发育,后内褶沟封闭成釉岛状。上新五褶兔系统发育过程中 p3 出现后内褶沟釉岛状的频率似乎与地史密切相关,时代越早岛状后内褶沟出现率越高。现生的日本奄美黑兔个体发育过程中也有 p3 出现釉岛状后内褶沟的现象。这些说明新种与它们有较近的亲缘关系。

3) 淮南新种的发现进一步证明上新五褶兔在上新世时有了很大的分化,它可能包括了 2 个支系:一支以亚洲种类为代表,包括新种 *Pliopentalagus huainanensis* - *Pliopentalagus* sp. - *P. nihewanensis* - *P. progressivus*,这一支系趋向演变成亚洲某些进步类型如奄美黑兔 *Pentalagus furnessi*;另一支以欧洲种类为代表,包括了 *Pliopentalagus dietrichi* - *P. moldaviensis*,这一支系可能最后演变成非洲现生兔如红兔 *Pronolagus crassicadatus* 等。

4) *Alilepus* 在中新世时可能从北美迁徙至我国境内后至少分化成 2 个支系:一支以 p3 中间齿桥相当弱的种类(如长褶翼兔)为代表,它可能是与苏门答腊岛的现生兔 *Nesolagus* 有密切亲缘关系的祖先类型(邱铸鼎、韩德芬,1986)。另一支为 p3 中间齿桥发育,颊齿褶沟釉质层强烈褶曲的种类(如李氏翼兔),代表与上新五褶兔亲缘关系更为接近的祖先类型。

致谢　野外工作中承蒙安徽省淮南矿物局水泥厂赵永江、安徽省文物考古研究所韩立刚、安徽省博物馆郑龙亭及淮南市博物馆李文玉等先生的大力协助,本文写作过程中曾得到

李传夔、邱铸鼎、孟津等研究员和日本国立博物馆的富田幸光先生的热情帮助,插图由杨明婉女士清绘,在此致以衷心的感谢。

FOSSIL LEPORIDS (MAMMALIA, LAGOMORPHA) FROM HUAINAN, ANHUI, CHINA

JIN Chang-Zhu
(*Institute of Vertebrate Paleontology and Palaeoanthropology, Chinese Academy of Sciences* Beijing 100044)

Key words Huainan, Anhui, lastest Miocene, Leporidae

Summary

Numerous mammalian remains including lagomorphs, are recently collected from the cave deposits of the Laodong Cave on the Dajushan Hill (N 32°35′47″, E 117°01′49″), about 15 km northwest of the Huainan City, Anhui Province. Sediments in the cave comprise grayish sandy mud and brownish muddy sands consolidated by calcareous cement, and can be divided into eight layers. The leporid remains were obtained from the layer 5 and layer 7. Based primarily on the cricetid rodents and other fossils, the geologic age of the Laodong Cave is estimated as the lastest Miocene. This paper is to describe the leporid materials. The terminology and measuring methods follow White and Morgan (1995).

Order Lagomorpha Brandt, 1855
Family Leporidae Gray, 1821
Genus Alilepus **Dice, 1931**
Alilepus lii **sp. nov.**
(Fig. 1)

Holotype An incomplete left lower jaw with p3～m1 (V 10819).

Horizon Layer 7 of the Laodong Cave deposits.

Etymology In honor of professor Li Chuankui for his great contributions to the study of lagomorphs.

Diagnosis Relatively small in size; p3 with AER and shallow AIR, developed crenulations on the posterior walls of PIR and PER, and a rather wide bridge linking trigonid and talonid; heavily crenulated on the posterior walls of PER on p4～m1.

Measurements See Table 1.

Description The length of diastema is equal to the alveolar length of tooth row in the mandible. The mental foramen is located beneath p3.

In the lower dentition, the incisor is relatively curved, which differs from the more arched incisor in *Hypolagus* and *Lepus*, but is similar to that of *Pliopentalagus*. The incisor terminates posteriorly beneath p3.

The p3 has a sub-triangular occlusal outline with a narrow anterior margin (narrower than those of *Pliopentalagus* and *Trischizolagus*). An anterior reentrant (AR) is absent and two cement-filled reentrants are present on the trigonid of p3. The AIR is very shallow, whereas the AER is relatively deep and broad. The PIR is well developed on the talonid; and the PER is enlarged and deeper than the PIR. The bridge linking the trigonid and talonid is obviously broader than those of *Pentalagus* and *Pliopentalagus*. The thin enamel (TN) in PER and PIR is heavily crenulated, which differs from *Trischizolagus*, *Hypolagus*, *Lepus* and other species of *Alilepus*. The p4 and m1 have similar pattern of crenulated thin enamel on the posterior edge of external reentrant.

Remarks The new species *Alilepus lii* is a small leporid with relatively short diastema. The

TN in the p3～m1 is heavily crenulated. These features of the lower dentition readily distinguish *A. lii* from other known species of *Alilepus* in Eurasia.

A. lii is more similar to *A. hibbardi* (White, 1991) from the late Clarendonian of North America than to the Eurasian species in the morphology of p3, but the new species differs from the American species in having deeper PIR and more strongly crenulated TN. Miller and Carranza (1982) suggest that the degree of crenulation could denote "adaptation to a preferred diet of grass." Certainly a diet of grasses or other abrasive foods is reasonable for *A. lii*.

The origin of *A. lii* is clouded by the complexity of the lower dentition. However, *A. lii* is somewhat similar to that seen in some North American leporine rabbits, and may have close relationships with American species. The similarity of *A. lii* to the North American leporine *A. hibbardi* seems to suggest their close relationships.

Pliopentalagus **Gureev et Konkova, 1964**

Pliopentalagus huainanensis **sp. nov.**

(Fig. 2～5)

Holotype Part of left mandible with complete dentition (V 10817.1).

Paratypes A fragmentary left maxilla with P2～M2 and partial palate (V 10818.1); three mandiblar fragments with p3～m2, p3～m2, p4～m2 respectively (V 10817.2～4); three maxillary fragments with P2～M2, P4～M3, P2～M2 respectively (V 10818.2～4) and an upper incisor, two lower incisors and a M2 (V 10818.5～8).

Horizon Layer 5 of the Laodong Cave sediments.

Etymology After the name of Huainan City.

Diagnosis Small-sized species of *Pliopentalagus*. Lower incisor terminates beneath the trigonid of p3; PIR of p3 forms an enamel lake, with its anterior and posterior walls being heavily crenulated, and its long axis intersecting that of PER at obtuse; p4～m2 with developed AER; P2 with deep MAR and distinct crenulations; crenulations on anterior and posterior walls of hypostria symmetry.

Measurements See Tables 2～3.

Description The jaw (holotype, Fig. 2) is that of an adult and a relatively small rabbit, obviously smaller than *Pentalagus furnessi*. The diastema is relatively short and about equal to the alveola length of tooth row. The mental foramen is located beneath p3.

In the lower dentition, the incisor is relatively curved and similar to that of *Pliopentalagus*. The posterior end of the incisor is shifted forward away from the p3. The occlusal surface of p3 shows a complex pattern of four well developed reentrants (AR, AIR, AER and PER) and a narrow PIR. Three cement-filled reentrants are present on the trigonid of p3. The broad, crenulated AER lies opposite a smaller but well developed AIR, with a slightly crenulated AR located midway between these two reentrants. The PER extends approximately half way across p3, nearly to the labial margin of the PIR; the thick enamel (TN) is smooth while the TH is heavily crenulated. The PIR is an enamel lake and is nearly rectangular on occlusal surface, and in other specimens (Fig. 4 A, B) the lake is anteroposteriorly compressed and continues across p3 to the lingual border; the enamel in the lake is irregularly folded along the anterior and posterior margins. At all growth stages of cheek teeth, the median bridge linking the trigonid and talonid is present.

On p4～m2, the trigonid and talonid are separated by the posteroexternal reentrant. The most notable feature is a small AER present on the trigonid. The anterior enamel of the posteroexternal reentrant is thickened; the posterior enamel of this reentrant is very thin and heavily crenulated, with a series of major and minor enamel loops. Only one specimen (V 10817.1) preserves m3, and appear to be a typical leporine m3 (Fig. 2 A).

The specimen (V 10818.1, Fig. 3 A) is a fragmentary left maxilla with P2～M2 and partial palate. The minimum palatal length is about 8.3 mm, and the width on a line between the lingual

side of right and left P4 is 9.8 mm. The palate is relatively long in relation to its width (ratio of length to width, 0.85), whereas in *Lepus* the palate is very short (L/W < 0.70). The most notable feature distinguishing the paratype from *Aztlanolagus* and *Pentalagus* is the palate proportions. As seen in the specimens described, the palates are very long in relation to their width (the ratio is separately 1.01 and 1.00).

In the upper dentition, P2 has three reentrants, the external anterior reentrant (EAR), main anterior reentrant (MAR) and internal anterior reentrant (IAR); all are filled and covered with thick cement. The MAR is the deepest, extending labially about two-thirds of the way across the tooth, and displaying moderately coarse crenulations on both anterior and posterior enamel walls. The EAR and IAR are equally narrow and shallow, and swinging labially for about one-third of the occlusal surface. P3～M2 are very similar in morphology, and have an internal reentrant fold displaying extremely coarse crenulations on both anterior and posterior enamel walls. Only one specimen (V 10818.3) preserves the M3. It is small and oval.

Remarks The leporid specimens collected from the Layer 5 of the Laodong Cave deposits seem to be quite homogenous. They are characterized by having the lower incisor terminating under diastema and well anterior to p3, having five reentrants (AR, AIR, PIR, AER and PER), the PIR closed to form an enamel lake on p3, AER on the trigonid of p4～m2, and extremely crenulated reentrant fold in the lower and upper dentition. These features are consistent within a considerable collection of the new species and do not seem to be significantly affected by individual variation or allometry. The unique combination of characters readily distinguishes *Pliopentalagus huainanensis* from other known species of the genus in Eurasia.

Since Gureev (1964) first found this genus in the Moldavia Fauna (MN 15), six species of *Pliopentalagus* have been described in Eurasia. Those are two European species, *P. moldaviensis* Gureev (1964) (late Pliocene), *P. dietrichi* (Fejfar, 1961) (late Pliocene), and three Asian species *Pliopentalagus* sp. (*Trischizolagus* cf. *T. maritsae*) Sen and Erbajeva (1995) (early Pliocene), *P. nihewanensis* Cai (1989) (Late Pliocene) and *P. progressivus* Liu and Zheng (1997) (Early Pleistocene). *P. huainanensis* described in this paper is the lowest stratigraphic occurrence and *P. progressivus* the highest in the genus. The occurrence of *Pliopentalagus* in the latest Miocene of Huainan suggests that the genus had its origin in eastern Asia.

Based on the presence or absence of the AIR and PIR on p3, White (1991) divided the Leporinae into three groups. The first group includes *Pliopentalagus*, *Pentalagus*, *Trischizolagus*, *Pronolagus* and *Aztlanolagus*, in which the AIR and PIR are retained. The second group contains *Alilepus*, *Palatilagus*, *Nekrolagus*, *Oryctolagus*, *Sylvilagus* and *Lepus*, in which the PIR is retained but the AIR is lost. The third group is composed of *Pronotolagus*, *Notolagus* and *Paranotolagus*, in which the PIR is absent but the AIR is retained.

The possession of five reentrants and the presence of an AR on p3 in *Pliopentalagus*, *Pentalagus*, *Trischizolagus* (in Eurasia), *Pronolagus* (in Africa) and *Aztlanolagus* (in North America) are considered as plesiomorphous characters. There might be close relationships within these genera. Qiu and Han (1986) suggested that *Pliopentalagus* was descended from the genus *Alilepus*. I hypothesize that the posterointernal fold of *Alilepus* is closed to form an enamel lake and possesses an anterior reentrant fold to form the *P. huainanensis* pattern.

Including *P. huainanensis*, *P. nihewanensis*, *P. progressivus* and living *Pentalagus*, the *Pliopentalagus*-*Pantalagus* lineage known from East Asia can be arranged as in Fig. 5, which shows the suggested phylogeny of *P. huainanensis* and relationships of this species to some other related leporids of China. The morphological changes of p3 within the lineage through time can be characterized by the following aspects: an increase in size, decrease in ratio of enamel lake, complexity of enamel crenulation, deepening and complexity of AR. From the four species of *Pliopentalagus* to the living *Pentalagus*, the morphological changes of p3s are almost continuous.

References

Bruijn H de, Dawson M R, Mein P, 1970. Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the Isle of Rhodes (Greece). Proc K Ned Akad Wet, Ser B, **73**: 535～584

Cai B Q(**蔡保全**), 1989. Fossil lagomorphs from the late Pliocene of Yangyuan and Yuxian, Hebei. Vert PalAsiat(**古脊椎动物学报**), **27**(3): 170～181(in Chinese with English summary)

Dice L R, 1929. The phylogeny of the leporids with the description of a new genus. J Mammal, **10**: 340～344

Fejfar O, 1961. Die Plio-Pleistozäzen Wirbeltierfaunen von Hájnacka und Ivanovce (Slowwakei), CSSR, III. Lagomopha. Neues Jahrb Geol Palaont, Monatsh, **5**: 267～282

Fejfar O, Heinrich W D, Pevzner M A et al., 1997. Late Cenozoic sequences of mammalian sites in Eurasia: an updated correlation. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol, **133**: 259～288

Gureev A A, 1964. Fauna of the USSR. Mammals, Vol. 3 Issue 10. Lagomorpha. Akad Nauk USSR, Zool Inst, nov ser, **87**: 1～276

Hibbard C W, 1939. Four new rabbits from the upper Pliocene of Kansas. Am Midl Nat, **21**: 506～513

Jin C Z, Kawamura Y N, Taruno H Y, 1999. Pliocene and Early Pleistocene insectivore and rodent fauna from Dajushan, Qipanshan and Haimao in North China and the reconstruction of the fauna succession from the Late Miocene to Middle Pleistocene. J Geosci, Osaka City Univ, **42**(1): 1～19

Liu L P(**刘丽萍**), Zheng S H(**郑绍华**), 1997. Note on Late Cenozoic lagomorphs of Danjiang reservoir area in Hubei and Henan. Vert PalAsiat(**古脊椎动物学报**), **35**(2): 130～144(in Chinese with English summary)

Miller W E, Carranza-Castaneda O, 1982. New lagomorphs from the Pliocene of central Mexico. J Vert Paleont, **2**(1): 95～107

Qiu Z D(**邱铸鼎**), Han D F(**韩德芬**), 1986. Fossil lagomorphs from the Hominoid locality of Lufeng, Yunnan. Acta Anthropol Sin (**人类学学报**), **5**(1): 41～53(in Chinese with English summary)

Radulesco C, Samson P, 1967. Contributions a la connaissance du complexe faunique de Malusteni-Beresti (Pleistocene inferieur), Roumanie. I. Ord. Lagoporpha, Fam. Leporidae. Neues Jahrb Geol Paläontol, Abh, **9**: 544～563

Repenning C A, 2003. *Mimomys* in North America. In: Flynn L J ed. Papers in vertebrate fossils and their context. Contributions in honor of Richard H. Tedford. Bull Am Mus Nat Hist, (279): 469～563

Repenning C A, Fejfar O, Heinrich W-D, 1990. Arvicolid rodent biochronology of the Northern Hemisphere. In: Fejfar O, Heinrich W-D eds. International symposium evolution, phylogeny and biostratigraphy of arvicolids (Rodentia, Mammalia). Prague: Geological Survey. 385～418

Russell B D, Harris A H, 1986. A new Leporine (Lagomorpha: Leporidae) from Wisconsinan deposits of the Chihuahuan desert. J Mammal, **67**: 632～639

Sen S, Erbajeva M, 1995. Early Pliocene leporids (Mammalia, Lagomorpha) from Afghanistan. C R Acad Sci, Ser 2, **320**: 1225～1231

Tomida Y, Otsuka H, 1993. First discovery of fossil Amami rabbit (*Pentalagus furnessi*) from Tokunoshima, Southwestern Japan. Bull Natl Sci Mus Tokyo, Ser C, **19**(2): 73～79

White J A, 1991. North American Leporidae (Mammalia, Lagomorpha) from late Miocene (Clarendonian) to latest Pliocene (Blancan). J Vert Paleont, **11**(1): 67～89

White J A, Morgan N H, 1995. The Leporidae (Mammalia, Lagomorpha) from the Blancan (Pliocene) Tanton local fauna of Washington. J Vert Paleont, **15**(2): 366～374

Zhang Z Q(**张兆群**), 2001. Fossil mammals of Early Pleistocene from Ningyang, Shandong Province. Vert PalAsiat(**古脊椎动物学报**), **39**(2): 139～150